

# Studien zur Ameisenfauna Italiens<sup>1</sup>

## XI.

### Die Ameisen des Toskanischen Archipels. Betrachtungen zur Herkunft der Inselfaunen

von

**Cesare BARONI URBANI**

Naturhistorisches Museum Basel

Mit 21 Abbildungen und 3 Tabellen

Die Ameisen des Toskanischen Archipels sind dank einer wichtigen Arbeit von EMERY (1915), zweier Arbeiten von FINZI (1924 und 1932) und zweier von BARONI URBANI (1968 *a* und 1968 *b*) ziemlich gut bekannt. In der Literatur finden sich noch einige wenige weitere Angaben, die alle angeführt sind im Katalog von BARONI URBANI (1970), auf den ich für bibliographisch detailliertere Informationen verweise.

Dennoch bleiben einige Lücken zu füllen und einige taxonomische Probleme für die vorhandenen Arten zu lösen. Mit dieser Arbeit nun will ich versuchen, dieser Unsicherheit zu begegnen und einige Schlüsse zu ziehen über die Herkunft dieser Inselfpopulationen. Als Arbeitsgrundlagen dienten mir dabei die Ausbeuten, die ich im Juni und September 1969 machte.

Die geographischen Verhältnisse des Archipels ersieht man aus der Fig. 1. Der Toskanische Archipel besteht aus acht Inseln und etwa zwanzig kleineren Lippen. Von den letzteren habe ich nur 16 besucht und dabei gefunden, dass davon von Ameisen besiedelt sind, während 3 (Scoglio d'Affrica und die beiden

<sup>1</sup> Fortsetzung der Serie „Studi sulla mirmecofauna d'Italia“.

Formiche Piccole di Grosseto) sicher keine Ameisen beherbergen. Den Monte Argentario betrachte ich als eine Insel des Archipels (die Richtigkeit dieser Annahme bestätigt seine Fauna), da erst in jüngster Zeit seine Verbindung mit dem Festland (nach seiner Entstehung) zustandekam.



FIG. 1.

Karte des Toskanischen Archipels.

## MATERIAL UND METHODEN

Alle Ameisen des Toskanischen Archipels, die hier angeführt werden, befinden sich in meiner Sammlung. Gerne danke ich auch Herrn Dr. Felice Capra und Frau Dr. Gianna Arbocco, die mir das Studium der Tiere der Sammlung Emery und der Sammlung des Naturhistorischen Museums Genova erleichtert haben. Die Herkunft des studierten Materials wird im Text durch folgende Abkürzungen angegeben:

CE = Sammlung Emery

CMG = Sammlung des Museo civico di Storia Naturale „G. Doria“  
Genova

CS = Sammlung Santschi  
 CBU = Sammlung Baroni Urbani

Die Angaben, die sich auf Phanerogamen beziehen, habe ich der Arbeit von DOMMIER (1903) entnommen, diejenigen, die die Orthopteroidea betreffen, den Arbeiten von BACCETTI (1954, 1968 und persönliche Mitteilung). Die anderen Quellen werden jeweils im Text zitiert.

Für einige Datenverarbeitungen, sei es in FORTRAN IV oder GPSS III, benutzte ich den Rechner IBM 7090 des Centro Nazionale Universitario di calcolo Elettronico der Universität von Pisa.

## BEMERKUNGEN ZU EINZELNEN ARTEN

### *Aphaenogaster spinosa* ssp. *spinosa* Emery, 1878

*Aphaenogaster testaceo-pilosa* (sic!) v. *spinosa* Emery, 1878, Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova. 12: 54, ♀. Sardinien. Originalbeschreibung.

*Aphaenogaster spinosa* Em., Bondroit, 1918. Ann. Soc. ent. Fr. 87: 162.

*Stenamma testaceo-pilosum* (sic!) *spinosum* v. *nitidum* (sic!) Emery, 1895, Mem. Acc. Sci. Bologna 5: 302, ♀. Pisa. *Synonymia nova*.

*Aphaenogaster nitida* Em., Bernard, 1959, C.R. Soc. Biogéogr.: 112, in litteris.

*Stenamma testaceo-pilosum* (sic!) *spinosum* v. *romanum* (sic!) Emery, 1895, Mem. Acc. Sci. Bologna, 5: 302, ♀. Roma, *Synonymia nova*.

*Aphaenogaster spinosa* v. *corsica* Santschi, 1933, Rev. suisse Zool., 40: 390, Abb. 5, ♂. Ohne Fundort. Nomen nudum. *Synonymia nova*.

### Zur Synonymie und geographischen Variabilität

Für die vollständige Bibliographie und Chorologie verweise ich auf meinen Katalog (1970).

v. *nitida* Em. ist bloss eine Form, die auf der weniger hervortretenden Mikroskulptur des Teguments basiert. Diese Form findet man öfter zusammen mit der typischen Form in einem Nest. Die Behauptung von BERNARD (l. c.), dass nämlich das Weibchen dieser Varietät „très différente de *spinosa* typique“ sei, kann ich aufgrund von 14 Weibchen verschiedener Herkunft, die ich untersucht habe, nicht bestätigen.

v. *romana* Em. Wie Emery selbst zugibt, ist diese Varietät nichts anderes als eine Form, deren Ausbildung der Mikroskulptur zwischen der v. *nitida* und der typischen Form steht.

v. *corsica* Sant. Dieser Name wurde wahrscheinlich vergeben aufgrund des verschiedenen Umrisses des männlichen Kopfes, einem Merkmal aber, das selbst innerhalb eines Nestes in höchstem Grad variieren kann. In der Sammlung Santschi finden sich jedoch — als Typen bezeichnet — nur 3 ♂♂ und 1 ♀, während

die ♂♂ des gleichen Fundortes (Poggiolo, Corsica) von Santschi zum Teil als *v. corsica* und zum Teil als *v. nitida* determiniert wurden.

Abgesehen von der Variabilität der Mikroskulptur und von den geringen morphometrischen Unterschieden, auf denen die obengenannten Varietäten beruhen, die aber voll in die Variationsbreite dieser Art eingehen, scheint *v. spinosa* im Vergleich zu den andern näher verwandten Arten eine ziemlich konstante und morphologisch gut charakterisierte Art zu sein.

BARONI URBANI (1968 b) hat die Hypothese aufgestellt, dass die Population des toskanischen Archipels eine Unterart für sich darstellen könnte. Als Hauptunterschied gegenüber den Tieren des Kontinents diene die verschiedene Morphologie der Volsella. Die Untersuchung von weiterem Material, sei es vom toskanischen Archipel oder von Sardinien und Korsika, hat die morphologische Konstanz der toskanischen Insektiere bekräftigt. Die Populationen von Korsika und Sardinien hingegen besitzen eine Volsella, die fast immer gleich ausgebildet ist wie bei den Tieren des Kontinents und folglich verschieden ist von denen der kleinen Inseln. Da aber einige Exemplare aus Sardinien (*Patriotypica*) der Form unserer kleinen Inseln nahekommen, ziehe ich es vor, diese Rasse nicht zu benennen. Tatsächlich konvergiert auch eine diskontinuierliche Population aus dem toskanischen vorappenninischen Gebiet stark mit den Formen des Archipels (BARONI URBANI, l. c.). Damit ist aber das Phänomen nicht minder interessant, und ich glaube, dass die Erklärung darin gesucht werden muss, dass im Vergleich zu anderen Tieren bei den Ameisen die Wahrscheinlichkeit grösser ist, in kleinen Populationen von rezessiven Genen induzierte Phänotypen hervorzubringen.

Durch das apodiploide genetische System, das die Ameisen charakterisiert hat die Nachkommenschaft von zwei Schwesterweibchen  $3/4$  des väterlichen Erbgutes gemeinsam, statt nur der Hälfte wie im Normalfall (HAMILTON, 1964). Die Besiedlung von neuen Gebieten, die vom kontinuierlichen Verbreitungsareal der Art getrennt liegen, erfolgt mit Sicherheit fast immer durch Schwesterweibchen, die vom gleichen Nest aus ihren Hochzeitsflug unternehmen. Dies erlaubt, dass rezessive Phänotypen sich in voller Unabhängigkeit voneinander und in verschiedenen Lokalitäten behaupten können. Im Falle des Toskanischen Archipels nun scheint es unwahrscheinlich, dass sich dieses Phänomen so viele Male wiederholt hat, als es Inseln gibt, sondern, dass eine erste Besiedlung einer einzigen Insel stattgefunden hat, und von dort aus dann, nachdem sich die Population stabilisiert hat, die restlichen Inseln besiedelt wurden.

## 2. *Leptothorax exilis* Emery, 1869

*Leptothorax exilis* Emery, 1869, Ann. Accad. Nat. Napoli, II: 15, Taf. I, Abb. 9  
♀. Portici (Neapel). Originalbeschreibung.



- Leptothorax tuborum* ssp. (?) *exilis* Em., Emery & Forel, 1879, Mitt. schw. ent. Ges., 8: 459.
- Leptothorax tuborum* v. *exilis* Em., André, 1883, Spec. Hym. Eur. II: 16.
- Leptothorax exilis* Em., Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital. 47: 174, 179, 183, Abb. 50,5. ♀ u. ♂.
- Leptothorax tuborum* v. *obscurior* Forel, 1890, Ann. Soc. Ent. Belg., 34: 74, ♀. Bône (Tunesien). *Synonymia nova*.
- Leptothorax tuborum exilis* v. *obscurior* For., Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc. 20: 134.
- Leptothorax exilis* v. *obscurior* For., Santschi, 1911, Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord. 3: 12, Abb. 6.
- Leptothorax obscurior* For., Cagniant, 1969, Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 105: 421, Abb. 4. ♀ u. ♂.
- Leptothorax tuborum obscurior* v. *nitidulus* (sic!) Forel, 1894, Bull. Soc. vaud. Sci. nat., 30: 38, ♀ u. ♀. Forêt de Msila (Algérie), locus typicus von Santschi (1936) näher bezeichnet. Synonymisiert von Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc. 20: 234.
- Leptothorax exilis* v. *nitidulus* (sic!) For., Santschi, 1923, Rev. suisse Zool., 30: 331. Verbessert: *Synonymia nova*.
- Leptothorax exilis obscurior* v. *nitidulus* (sic!) For., Santschi, 1936, Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc: 204.
- Leptothorax tuborum exilis* v. *ruficornis* Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc. 20: 135, ♀. Südfrankreich Korsika, Pantelleria. Synonymisiert von Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital. 47: 174.
- Leptothorax tuborum* v. *leviceps* Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc., 20: 134, ♀. Bologna. *Synonymia nova*.
- Leptothorax exilis* v. *leviceps* Em., Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital., 47: 174.
- Leptothorax exilis* v. *leviceps* Em., Menozzi, 1921, Boll. Lab. Zool. gen. agr., Portici 15: 27, ♀.
- Leptothorax exilis* v. *dichroa* Emery in Mantero, 1905, Ann. Mus. Stor. nat. Genova, 41: 452, ♀. Insel Giglio. Synonymisiert mit *L. exilis* v. *leviceps* Em. von Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital. 47: 174.
- Leptothorax tuborum exilis* v. *specularis* Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc., 20: 135, ♀. Süditalien, Sardinien u. Spanien. *Synonymia nova*.
- Leptothorax exilis* v. *specularis* Em., Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital. 47: 174.
- Leptothorax exilis* v. *specularis* Em., Santschi, 1923, Bol. R. Soc. esp. Hist. nat. 23: 3, ♂.
- Leptothorax exilis* ssp. *creticus* (sic!) Forel, 1910, Ann. Soc. Ent. Belg., 54: 23, ♀ u. ♀. Kreta. *Synonymia nova*.
- Leptothorax exilis* ssp. *creticus* (sic!) For., Menozzi, 1936, Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici 29: 289, ♂.
- Leptothorax exilis* v. *darii* Forel, 1911, Bull. Soc. vaud. Sci. Nat. 47: 334, ♀. Boudja près Smyrne. *Synonymia nova*.
- Leptothorax exilis* v. *darii* For., Menozzi, 1936, Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici 29: 287, Larve u. ♀.
- Leptothorax exilis* v. *boccaris* Santschi, 1923, Rev. suisse Zool. 30: 331, ♀. Sousse (Tunesien). *Synonymia nova*.
- Leptothorax exilis* v. *bocaris* (sic!) Sant., Santschi, 1929, Ann. Bull. Soc. Ent. Belg. 49: 153.

*Leptothorax exilis* v. *retifer* (sic!) Santschi, 1929, Ann. Bull. Soc. Ent. Belg. 49: 153

♀. Rabat (Marokko). *Synonymia nova*.

*Leptothorax exilis obscurior* v. *es mirensis* Santschi, 1936, Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc 204, ♀. Marais d'Esmir. *Synonymia nova*.

? *Leptothorax* sp., Bernard, 1956, Riv. Biol. Colon. 16: 74. *Synonymia nova*.

### *Synonymie und geographische Variabilität*

v. *nitidula* For. (5 ♀ Syntypen untersucht). Die Merkmale, auf denen diese Form beruht (Grösse, Skulptur und Farbe), sind in dieser Art ausserordentlich variabel. Die Merkmale der v. *nitidula* finden sich bei einzelnen Tieren verschiedener Herkunft. Auch die morphologischen Merkmale, die SANTSCHI (1923) noch hinzugefügt hat, scheinen mir so winzig und variabel zu sein, dass ich der Meinung von EMERY (1989) beipflichte, dass nämlich v. *nitidula* von der typischen Form praktisch nicht unterschieden werden kann.

v. *obscurior* For. (1 ♀ Syntyp untersucht). EMERY (1989) betrachtete diese Form zuerst als Varietät von *L. exilis* anstatt von *L. tuberculum*, wie sie eigentlich beschrieben worden war. Aber EMERY verwechselte die var. *obscura* For. mit *L. kraussei* Em. (objective Synonymie), dennoch folgten alle Autoren der Nomenklatur von EMERY. Auf jeden Fall gehört die untersuchte syntypische Arbeiterin deutlich zu *exilis* (dorsales Profil des Alitruncus ohne Unterbrechung) und stellt die gemeine nordafrikanische dunkle und gestreifte Form dar. Diese scheint die äusserste Grenze einer Nord-Süd-Kline zu sein, von der ich viele Exemplare mit verschiedener Ausbildung der betreffenden Merkmale untersucht habe.

v. *leviceps* Em. (♂ Holotypus untersucht). Diese Form stellt das Gegenteil der oben genannten Form in dieser Nord-Süd-Kline dar. Die bleichen Tiere sind im kontinentalen Italien kontinuierlich verbunden mit der schwarzen, gestreiften Form (v. *specularis* Em.). Die charakteristischsten Exemplare sind diejenigen des Toskanischen Archipels (v. *dichroa* Em., Holotypus untersucht). Die Population des Toskanischen Archipels ist die merkwürdigste und morphologisch konstanteste und sie könnte als kleine geographische Rasse betrachtet werden, wenn sie nicht durch kontinentale Populationen mit der typischen Form verbunden wäre.

v. *specularis* Em. (in der Sammlung von Emery konnten keine Typen gefunden werden). Uebergangsformen zwischen dieser Form und der v. *leviceps* wurden schon bei dieser vermerkt. Es bleibt nur noch zu sagen, dass hin und wieder die beiden Varietäten zu gleicher Zeit und am gleichen Ort auftreten. In diesem Fall scheinen die Tiere morphologisch stärker verschieden zu sein. Die Morphologie der einzelnen Individuen innerhalb eines Nestes ist ziemlich konstant. Bei der strengen Monogynie, die BARONI URBANI (1966) nachgewiesen hat, ist dies ohne weiteres verständlich. Die Zugehörigkeit zu einem Nest kann auch in der freien Natur ohne weiteres erkannt werden.

ssp. *cretica* For. (1 ♀ Syntyp untersucht). Die Rasse wurde aufgrund reir

chromatischer und mikroskulptureller Merkmale beschrieben. Die Form geht in die Variationsbreite, die oben beschrieben wurde, gut ein.

*v. darii* For. (1 ♀ Syntyp untersucht). Unterscheidet sich von den andern Formen durch die grössere Gestalt (die aber wieder kleiner als die einiger nordafrikanischer Tiere ist) und einige winzige somatische Proportionen. Auch diese Form fällt in die Variationsbreite der ganzen Art.

*v. boccaris* Sant. (Holotypus und 2 paratypische ♂♂ untersucht). Steht der *obscurior* For. ziemlich nahe, zeigt aber ihre Merkmale noch stärker akzentuiert. Sie umfasst zusammen mit dieser die dunkelsten, am deutlichsten skulpturierten, grösseren Tiere nordafrikanischer Provenienz.

*v. retifera* Sant. (♀ Holotypus untersucht). Der Holotypus dieser Varietät ist nach meiner Meinung nichts anderes als eines der zahllosen Exemplare der nordafrikanischen Form (*v. boccaris* Sant.), deren Färbung jedoch heller und deren Mikroskulptur seichter ausgebildet ist. Dadurch ist diese Form mit der typischen Form verbunden.

*v. esmirensis* Sant. (♀ Holotypus untersucht, der als *v. esmiranus* Sant. etikettiert ist). Unterscheidet sich von den andern nordafrikanischen Formen, die SANTSCHI katalogisiert hat, durch einige kleine Merkmale in der Mikroskulptur, die sporadisch bei Exemplaren der verschiedensten Herkunft auftreten können.

*Leptothorax* sp., BERNARD 1956. Dass ich diesen unbestimmten *Leptothorax* der *L. exilis* zuschreibe, hat den Grund in der Tatsache, dass *L. exilis* eine der häufigsten Arten des Archipels des Galite ist, wie aus dem reichen Material, das mir Herr Prof. B. Lanza zugeschickt hat, hervorgeht. Ausserdem nennt Bernard diese Art nicht in seinem Verzeichnis der Ameisen dieser Insel. Die Exemplare von Galite könnten der *v. boccaris* Sant. zugeteilt werden, denn durch die pechschwarze Farbe, die kräftige Gestalt und die starke Skulptur weichen sie deutlich von der Mehrheit der europäischen *exilis* ab. Dies ist wahrscheinlich der Grund, weshalb Bernard die Tiere nicht spezifisch bestimmt hat.

#### BEZEICHNUNG DER TYPEN

In der Sammlung Emery findet sich eine Arbeiterin von Casamicciola (Isola d'Ischia) VII-1877, die als „Typus“ bezeichnet ist. Da die Art (Fundort: Portici bei Napoli) 8 Jahre früher beschrieben wurde, als das Exemplar in Casamicciola gesammelt wurde, kann es sich natürlich nicht um den Typus handeln. Sehr wahrscheinlich hat nicht Emery, sondern Menozzi, der die Sammlung nach dem Code Emerys geordnet hat, das Exemplar aus Casamicciola als Typus bezeichnet. Deswegen definiere ich hier *Neotypen* aufgrund eines reichen Materials, das von Sirolo (Ancona) stammt.

*Holotypus*: 1 ♂ von Sirolo (Ancona) in der Sammlung des Museo di Storia Naturale, Genova.

*Allotypus*: 1 ♀ von Sirolo (Ancona) in der Sammlung des Museo di Storia Naturale, Genova

*Ergatotypus*: 1 ♂ von Sirolo (Ancona) in der Sammlung des Museo di Storia Naturale, Genova.

*Paratypi*: Zahlreiche ♂♂, ♀♀ und ♂♀ in CBU und der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel und Muséum d'Histoire naturelle, Genève

*Leptothorax exilis* ist eine polytypische Art mit einer ziemlich grossen Variabilität, die oft geographisch gebunden sein kann. Sie ist es aber nie in dem Masse, dass es gerechtfertigt wäre, Unterarten zu schaffen. Zu den morphologisch differenziertesten und konstantesten Populationen gehören die des Maghreb, deren Angehörige grösser, deutlicher skulpturiert und dunkel sind, und des Toskanischen Archipels, die deutlich zweifarbig sind und deren Tegument kaum skulpturiert und deshalb sehr glänzend ist. Dennoch verbinden gewisse Exemplare verschiedenster Herkunft diese Populationen unter sich durch eine kontinuierliche Serie von Übergangsformen. In den Abbildungen 2—19 sind Exemplare der paratypischen Serie von Sirolo (Ancona) und solche der nordafrikanischen Form vom Archipel von Galite dargestellt.

Wie man sieht, könnte man versucht sein, die beiden Populationen aufgrund der männlichen Genitalien spezifisch zu trennen. Die Untersuchung von zahlreichem Material verschiedener Herkunft zeigt aber die Existenz von kontinuierlichen Übergangsformen und eine grosse Variabilität auch über die in den Abbildungen dargestellten Extreme hinaus. Im besonderen kann die Spitze des Hypopygiums abgestumpft, die Seiten subparallel (1 ♂ von der Insel Palmajola, die anderen Männchen des gleichen Nestes zeigen allerdings nicht diese Ausbildung des Hypopygiums) und die Lacinia kann derart reduziert sein, dass sie vom Profil der Volsella verschwinden kann. Dieses Merkmal tritt mehr oder weniger deutlich bei einigen ♂♂ von den Pontinischen Inseln auf.

#### *Geographische Verbreitung, untersuchtes Material*

Die Art ist in Nordafrika verbreitet, östlich von Lybien: Tagiura (MENOZZI 1940 sub v. *specularis*). Tunesien: 3 ♂♂ von Sousse (CS), zahlreiche ♂♂, ♀♀ und ♂♂ vom Archipel von Galite (CBU, CS, CMG). Algerien: CAGNIANT, 1969 4 ♂♂ von Forêt de Msila (CS) und 1 ♀ von Franchetti (CE). Marokko: 1 ♂ von Rabat (CS), 1 ♀ von Mogador (CS), 1 ♀ von Marais d'Esmir (CS). Iberische Halbinsel: Einige zuverlässige Literaturangaben von MÜLLER (1923), CEBALLO (1956) und COLLINGWOOD und YARROW (1969); 1 ♀ mit unlesbarer Fundortangabe in CE. Frankreich: 1 ♀ von Banyuls-sur-Mer (CE), vom Département Var von BERNARD (1968) angegeben. Italien: Eine vollständige Liste der in der Literatur angegebenen Fundorte findet sich bei BARONI URBANI (1970). Überdies wurde untersucht Material von Bologna, 2 ♂♂ (CE), 1 ♀ von Mezzanotte (bei Pesaro?)



FIG. 2.

*Leptothorax exilis* EM., paratypische Arbeiterin  
von Sirolo (Ancona), Seitenansicht.

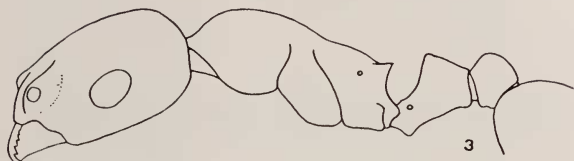


FIG. 3.

*Leptothorax exilis* EM., Arbeiterin von der Insel Gallo  
(Archipel von Gallipoli), Seitenansicht.

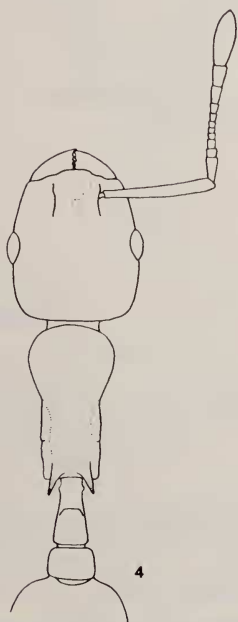


FIG. 4.

*Leptothorax exilis* EM., paraty-  
pische Arbeiterin von Sirolo  
(Ancona), Dorsalansicht

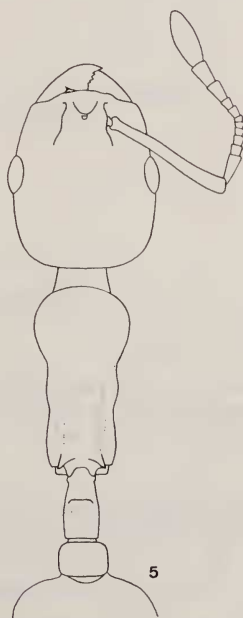


FIG. 5.

*Leptothorax exilis* EM., Arbei-  
terin von der Insel Gallo (Archi-  
pel von Gallipoli), Dorsalansicht.



(CE), zahlreiche ♀♀, ♀♀ und ♂♂ von Sirolo (Ancona) (Neotypen, siehe oben) zahlreiche ♀♀, ♀♀ und ♂♂ von 15 verschiedenen Inseln des Toskanischen Archipel (siehe Tabelle I) (CBU, CE, CMG), 1 ♀ von kiesiger Stelle am Fluss Velino be

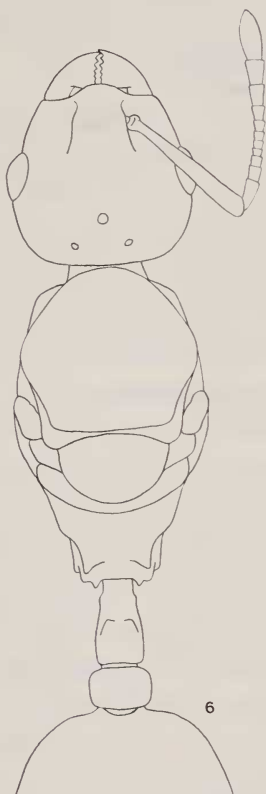


FIG. 6.

*Leptothorax exilis* EM., paratypisches Weibchen von Sirolo (Ancona), Dorsalansicht.

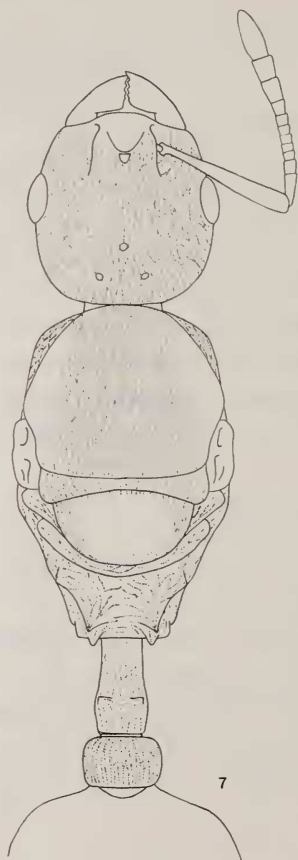


FIG. 7.

*Leptothorax exilis* EM., Weibchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Dorsalansicht.

Rieti (CBU), zahlreiche ♀♀, ♀♀ und ♂♂ von den Pontinischen Inseln (CBU), zahlreiche ♀♀, 1 ♀ von Peschici (Foggia) (CBU), 1 ♀ von Pasquarello (Bari) (CBU), 1 ♀ und 1 ♀ von Casamicciola (Isola d'Ischia) (CE), 1 ♀ von Otranto (CBU), 8 ♀♀, 3 ♀♀ von Sambiasi (Calabria) (CS), 3 ♀♀, 2 ♀♀ von Pantelleria (CMG, CE), zahlreiche ♀♀ von Sorgono (Sardinien) (CS), 1 ♀ von Bocognano (Korsika) (CE), zahlreiche ♀♀, 2 ♀♀, 3 ♂♂ von Poggiolo (Korsika) (CS). Balkanhalbinsel: Zahlreiche in der Literatur genannte Fänge, die von ZIMMERMANN

1934) genannt werden; 1 ♂ von der Insel Veli Barjak (CE), 3 ♂♂ von der Insel Zante (CE), Leukas (FINZI, 1930 sub v. *darii*) 1 ♂ von Kreta (CS). Kleinasien:

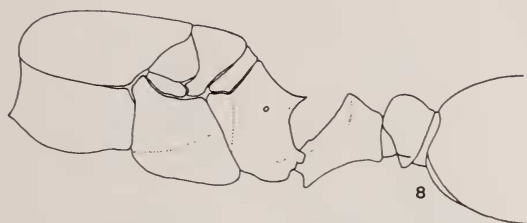


FIG. 8.

*Leptothorax exilis* EM., Seitenansicht paratypischer Weibchen von Sirolo (Ancona).

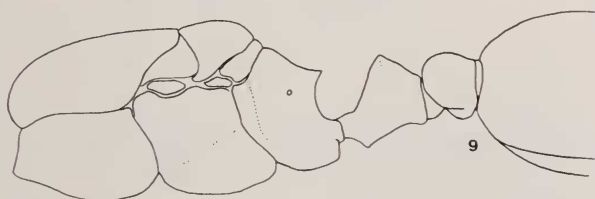


FIG. 9.

*Leptothorax exilis* EM., Seitenansicht paratypischer Weibchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite).

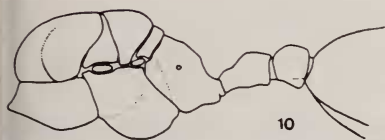


FIG. 10.

*Leptothorax exilis* EM., paratypisches Männchen von Sirolo (Ancona), Seitenansicht des Alitruncus und des Pedunculus

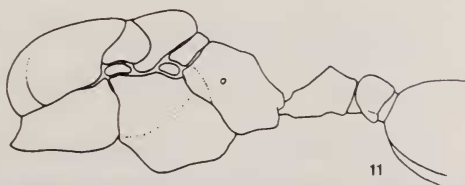


FIG. 11.

*Leptothorax exilis* EM., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Seitenansicht des Alitruncus und des Pedunculus.

Smirne (FOREL, 1911 sub v. *darii*), Rhodos (MENOZZI, 1936 sub v. *darii*) Karpathos (MENOZZI, 1936 sub ssp. *cretica*).

Es ist interessant, dass diese Art eine der gemeinsten Ameisen der kleinen Mittelmeerinseln ist. Zugleich ist sie oft der einzige *Leptothorax*, der vorhanden

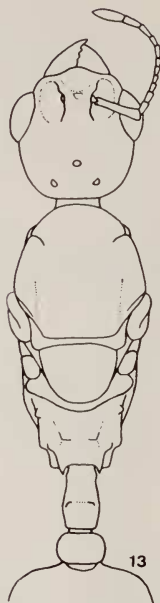
ist. Im kontinentalen Europa und Afrika hingegen ist sie auch dort nie sehr häufig wo sie vorhanden ist.



12

FIG. 12.

*Leptothorax exilis* EM.,  
paratypisches Männchen  
von Sirolo (Ancona),  
Dorsalansicht.



13

FIG. 13.

*Leptothorax exilis* EM.  
Männchen von der Inse  
Gallo (Archipel von  
Galite), Dorsalansicht.

### 3. *Camponotus universitatis* Forel, 1890

*Camponotus universitatis* Forel, 1890, Le Naturaliste (Paris): 4, ♀. Originalbeschreibung.

*Camponotus universitatis* For., Würmli, 1969, Boll. Soc. ent. ital. 99-101: 208.

Eine Arbeiterin dieser Art wurde im einzigen Nest von *Camponotus aethiops* LATR., das auf der Insel Pianosa gefunden wurde, entdeckt. Das Vorhandensein auf Pianosa und das Fehlen auf den andern Inseln, wo *C. aethiops* viel häufiger ist, erscheint merkwürdig. *C. universitatis* war bisher nur bekannt von Montpellier, der Umgebung von Genf und Lugano und von Paola in Kalabrien. Es steht nunmehr fest, dass die Art sozialparasitisch bei *C. aethiops* lebt. Wahrscheinlich wurde das Tier, wie viele andere myrmekobiotische Ameisen, oft mit dem Wirt verwechselt, so dass die Chorologie wesentlich reicher sein dürfte. Auf jeden Fall ist eine stark diskontinuierliche Verbreitung, die von ethologischen und nicht paläogeographischen Faktoren bewirkt wird, von vielen parasitischen Ameisen her bekannt (BARONI URBANI, 1967).

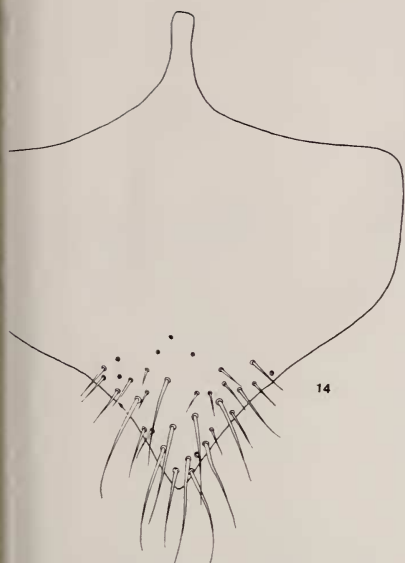


FIG. 14.

*Leptothorax exilis* Em., paratypisches Männchen von Sirolo (Ancona), Hypopygium.

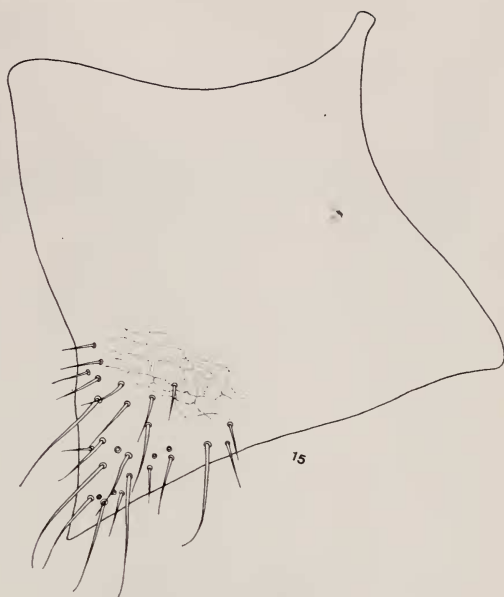


FIG. 15.

*Leptothorax exilis* Em., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Hypopygium.

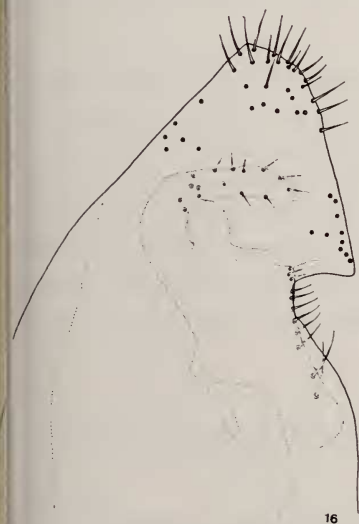


FIG. 16.

*Leptothorax exilis* Em., paratypisches Männchen von Sirolo (Ancona), mittlere und äussere Parameren.



FIG. 17.

*Leptothorax exilis* Em., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), mittlere und äussere Parameren.

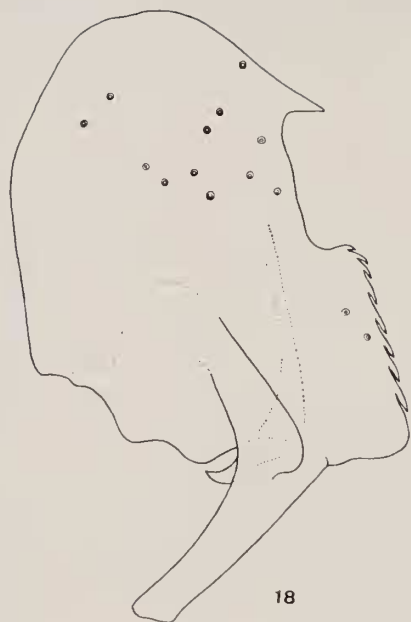


FIG. 18.

*Leptothorax exilis* EM., paratypisches Männchen von Sirolo (Ancona), Sagitta.

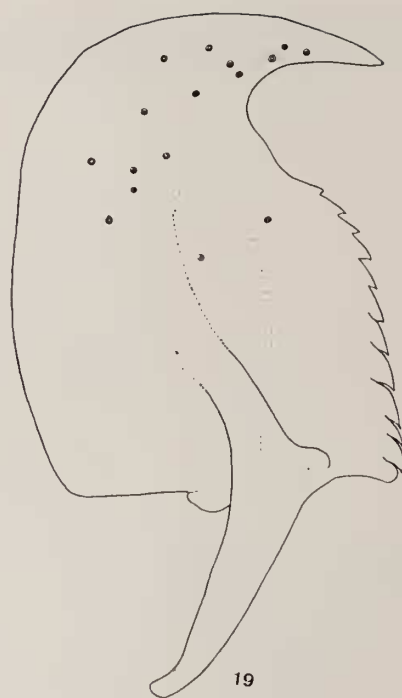


FIG. 19.

*Leptothorax exilis* EM., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Sagitta.

## DIE VERBREITUNG DER ARTEN AUF DEN EINZELNEN INSELN

Eine vollständige Liste der Arten und der Inseln, auf denen diese gefunden wurden, ist in der Tabelle I gegeben. Der Literatur entnommene Angaben sind mit dem Zeichen +, Originaldaten mit einem Punkt versehen. Dem ist noch beizufügen, dass meine Forschungen, die sich mit Ausnahme von Giglio auf alle zitierten Inseln erstreckten, mir erlaubt haben, fast alle aus der Literatur bekannten Angaben zu bestätigen, allerdings mit Ausnahme einiger Seltenheiten wie *Strongylognathus italicus*, *Cryptopone ochraceum* und *Smithistruma tenuipilis*. Ich habe jedoch keinen Grund, an der Richtigkeit dieser Angaben zu zweifeln.

## BETRACHTUNGEN ÜBER DIE BESIEDLUNG DER INSELN

Das Studium der Fauna des Toskanischen Archipels eignet sich gut für einige allgemeine Betrachtungen. Es ist wohl bekannt, dass es zwei sehr verschiedene Möglichkeiten gibt, ein biogeographisches Problem anzupacken. Die erste, die man „statisch“ nennen könnte, versucht, die aktuelle geographische



TABELLE 1

ARTEN	Elba	Argentario	Giglio	Capraia	Montecristo	Pianosa	Giannutri	Gorgona	Palmaiola	Cerboli	Formica Gr.	Gemini Terra	Gemini Fuori	Paolina	Liscogli	Ortano	Rossa	Topi	Scarpa	Scola	Sc.º pr. Palmaiola
<i>Amblyopone denticulatum</i> Roger	+	+																		●	
<i>Cryptopone ochraceum</i> Mayr	+		+																		
<i>Hypoponera eduardi</i> For.	+		+					●													
<i>Ponera coarctata</i> Latr.	+	+	+	+				●													
<i>Myrmica sabuleti</i> Meinert	+																				
<i>Stenamma westwoodi</i> West.	+																				
<i>Stenamma striatulum</i> Emery	+	+																			
<i>Stenamma petiolatum</i> Emery	+	+																			
<i>Aphaenogaster subterranea</i> Latr.	+	+	+	+	+		+	●												●	
<i>Aphaenogaster spinosa spinosa</i> Emery	+	●	+	+	+	+	+	+	●	+		+	+		+	+		+			
<i>Messor minor</i> André	+	+				●															
<i>Messor structor</i> Latr.	+	●	+					●					●								
<i>Messor capitatus</i> Latr.	+	●	+	+	+	+	+	●	●	+	+	+									
<i>Messor meridionalis wasmanni</i> Krausse	+			+	+		+	●													
<i>Pheidole pallidula</i> Nyl.	+	+	+					●				+	+	●				+		●	
<i>Cremastogaster scutellaris</i> Ol.	+	+	+	+	+	+	+	●	●	●			●					+		●	
<i>Cremastogaster sordidula</i> Nyl.	+	+	+			+	+				+	+									
<i>Diplorhoptrum fugax</i> Latr.	+	+	+	+	+	●	+	●				+								●	
<i>Myrmecina graminicola</i> Latr.	+	+	+	+			●	●													
<i>Leptothorax lichtensteini</i> Bondr.	●							●													
<i>Leptothorax angustulus</i> Nyl.	+	+	+	+																	
<i>Leptothorax</i> sp.	●																				
<i>Leptothorax exilis</i> Emery	+	+	+	+	+	●	+	●	●	●	+				+			+		●	
<i>Leptothorax tubereum</i> F.	+	+	+																		
<i>Leptothorax unifasciatus</i> Latr.	+	+	+	+																	
<i>Leptothorax nylanderii</i> F.	+		+	+																●	
<i>Leptothorax italicus</i> Consani	+			+																	
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	+	+	+			+		●													
<i>Tetramorium meridionale</i> Emery	+	●	+	+	+	+	+	●								+					
<i>Tetramorium semilaeve</i> André	+	●	+	+		+		+	●										●	●	●
<i>Strongylognathus huberi italicus</i> Finzi	+																				
<i>Smithistruma tenuipilis</i> Emery	+	+																			
<i>Tapinoma erraticum</i> Latr.	+	+	+	+	+	+															
<i>Plagiolepis pygmaea</i> Latr.	+	+	+	+	+	+	+	●	●	●		+		+	+		+	+		●	
<i>Plagiolepis xene</i> Störcke	+						●	●										+			
<i>Camponotus aethiops</i> Latr.	+	●	+	+	+	●	+	+	●	+		+			+	+		+			
<i>Camponotus universitatis</i> For.	+					●															
<i>Camponotus fallax</i> Nyl.	+	+																			
<i>Camponotus vagus</i> Scopoli	+	+																			
<i>Camponotus lateralis</i> Ol.	+	+	+	+	+	+	+	●		●					+	+	+				
<i>Camponotus piceus</i> Leach	+		+	+																	
<i>Camponotus truncatus</i> Spinola	+		+																		
<i>Lasius flavus</i> F.	+		+	+																	
<i>Lasius niger</i> L.	+		+	+																	
<i>Lasius alienus</i> Först.	+	+	+	+	+	●	+	●					●	+						●	
<i>Lasius carniolicus</i> Mayr	+			+																	
<i>Lasius emarginatus</i> Ol.	+		+		+		+						●		+					●	
<i>Formica cunicularia</i> Latr.	+		+																		
TOTAL	31	26	31	24	14	16	15	22	7	7	3	8	2	6	6	5	2	7	1	11	1

TAB. I

Verbreitung der Ameisenarten, die in den verschiedenen Inseln des Toskanischen Archipels aufgefunden wurden. Funde, die schon in der Literatur verzeichnet sind, sind mit dem Zeichen + versehen, Originalfunde mit einem Punkt ●.

Verbreitung eines Organismus durch die analoge Verteilung der Festländer der Erdvergangenheit zu erklären. Diese Betrachtungsweise setzt natürlich voraus, dass die betreffenden Organismen ausserstande sind, sich aktiv oder passiv auszubreiten. JEANNEL war mit seinem Buch (1942) der bedeutendste Inspirator dieser Ideen. An ihn lehnen sich — mehr oder weniger offen — alle Autoren an, die das Problem des Toskanischen Archipels bearbeitet haben. Die zweite Möglichkeit, die „dynamisch“ genannt zu werden verdient, findet sich in vielen Arbeiten von allem amerikanischen Autoren der letzten 20 Jahre, wurde jedoch zum ersten Mal ausführlicher dargestellt von MACARTHUR und WILSON (1963) und nachher von den gleichen Autoren weiter ausgebaut (1967) unter besonderer Berücksichtigung der Inselfaunen. Bei dieser zweiten Betrachtungsweise nimmt man an, dass ein Grossteil der Organismen sich aktiv oder passiv durch „Propagulen“ ausbreiten. Für diese wäre die Grenze der geographischen Verbreitung hauptsächlich durch ökologische Faktoren im weitesten Sinne bedingt.

Die Ameisenfauna des Toskanischen Archipels umfasst 48 Arten. Fast alle weisen eine weite mediterrane Verbreitung auf und sind deshalb, nach klassischen Ansichten, klar tertiären Ursprungs. Dies gilt auch für die andern Gruppen, von denen etwas bekanntgeworden ist, wie Reptilien, viele Insektengruppen, Arachniden, Gastropoden, Pflanzen usw. Allerdings lässt uns das Vorhandensein eines Pseudoskorpions aus einer sehr seltenen Gattung mit gondwanischem Verbreitungstypus (*Amblyolpium dolfusi* Simon) an eine sekundäre Ausbreitung denken (LAZZERONI, 1969). Dies sind die einzigen Schlüsse, die sich in beinahe der ganzen Literatur, die die obengenannten Gruppen betrifft, finden lassen. Andererseits lehren uns die Geologen, dass ein grosser Teil unseres Gebietes periodisch mindestens bis zum Würm vom Meer bedeckt war (ich verweise zum Beispiel auf die Rekonstruktionen von PASA, 1953 und von RUGGIERI, 1967). Es ist indessen möglich, einige Inseln sicher ins Quartär zurückzudatieren. So ist Capraia ein Vulkan des Postpliozän und mit beinahe absoluter Sicherheit nie mit andern Inseln oder dem Festland verbunden gewesen. Das gleiche gilt für Pianosa, die ebenfalls postpliozänen Ursprungs ist (siehe die Dokumentation zur *Carta geologica d'Italia*, Blatt 126 (Isola d'Elba), 1969). Es scheint klar zu sein, dass es nunmehr nur zwei Hypothesen zur Entstehung des Archipels gibt: (1) ein Grossteil des Archipels ist beinahe gleichzeitig aufgetaucht und mit dem Festland verbunden gewesen (zum Beispiel durch eine korsio-toskanische Landbrücke im Nachwürm) oder (2) die Inseln sind rezenten Ursprungs und sind, was Verteilung, Anzahl und Morphologie betrifft, mehr oder weniger unverändert geblieben.

Abgesehen davon, dass die geologischen Daten als gesichert angesehen werden können, muss zu Ungunsten der Hypothese einer korsio-toskanischen Landbrücke gesagt werden, dass eine solche, sofern sie überhaupt existiert hat, sicher zu einem grossen Teil von salzhaltigen Sümpfen bedeckt gewesen sein muss. Ein derartiges Milieu wäre sehr ungünstig gewesen und hätte vielen Ameisen, die

TABELLE 2

INSEL	Fläche $X_1$ (km <sup>2</sup> )	Höhe $X_2$ (km)	nung von Kontin- nent	von der zunächst gelegenen Insel	der zunächst gelegenen Insel	vom Zentrum des Ar- chipels	Abstand von der andern Inseln	Ausland von der Insel Korsika	PHANEROGAMEN		ORTHOPTEROIDEA		FORMICIDEN	
									Verän- derlichen $Y_1$	Voraus- gese- henen $Y_2$	Verän- derlichen $Y'_1$	Voraus- gese- henen $Y'_2$	Verän- derlichen $Y''_1$	Voraus- gese- henen $Y''_2$
Elba . . . . .	223,52	1,019	10	13,3	20,25	7,7	30	50	1,054	1,092	48	47	31	30
Argentario . . . . .	61	0,635	4	11,5	2,32	68,7	53	128	870	730	14	19	26	27
Giglio . . . . .	21,21	0,498	26	14	61	56,2	54	108	682	653	33	20	31	26
Capraia . . . . .	19,26	0,447	53,5	34	223,52	55,7	73	27	611	765	26	36	24	30
Montecristo . . . . .	10,39	0,645	65	20,5	10,25	35,7	55	60	388	400	16	16	14	14
Pianosa . . . . .	10,25	0,030	56	13,3	223,52	20	48	43	501	241	29	19	15	11
Giannutri . . . . .	2,32	0,093	24	11,5	61	78	70	127	205	277	9	10	15	13
Gorgona . . . . .	2,23	0,255	34	38,75	19,5	89,5	95	60	427	353	25	19	22	17
Palmaiola . . . . .	0,04	0,085	7,4	3,5	223,52	25,5	42	80	121	142	6	2	7	7
Cerboli . . . . .	0,04	0,071	7	8,75	223,52	28,5	46	83,5	73	123	1	4	7	6
Formica grande di Gros.	0,04	0,011	13,90	20,55	21,21	47,2	50	112	14	58	4	6	3	5
Isolotto di Porto Erc.	0,036	0,073	6,75	0,3	61	79,5	70	137	79	16	—	—	—	—
Sc° Gemini di Terra . .	0,016	0,025	25,25	0,1	223,52	7	39	76	—	—	—	—	8	4
Sc° Gemini di Fuori . .	0,016	0,042	25,5	0,25	223,52	6,5	39	76	—	—	—	—	2	5
Scola di Pianosa . . .	0,015	0,034	57	0,25	10,25	20	51	47,5	80	55	—	—	11	7
Isolotto dei Topi . . .	0,015	0,034	9	0,2	223,52	23,5	42	76,2	48	70	—	—	7	5
Isolotto di Ortano . .	0,014	0,022	16	0,025	223,52	16,2	39	83	—	—	—	—	5	4
Argentatola . . . . .	0,014	0,043	11,6	0,318	61	68,2	61	127,7	11	27	—	—	—	—
Isola Rossa . . . . .	0,014	0,046	12	0,06	61	74,2	65	130	—	—	—	—	2	4
Praiola . . . . .	0,013	0,034	54,5	0,033	19,5	58,7	71	27,5	27	99	—	—	—	—
Scoglio della Paolina .	0,0055	0,013	26,5	0,025	223,52	15,2	42	64	—	—	2	3	6	5
Isolotto del Liscoli . .	0,0053	0,010	20,75	0,025	223,52	12	39	83	—	—	—	—	6	4
Scarpa di Pianosa . . .	0,004	0,010	57,5	0,253	10,25	20,5	50	46	6	43	1	6	1	6
Isolotto della Cappa . .	0,0038	0,017	29,5	0,065	21,21	58,7	55	108	17	60	—	—	—	—
Sc° pr. Palmaiola . . .	0,00015	0,009	7,4	3,5	223,52	25,5	42	80	—	—	—	—	1	3

TAB. II

Werte der unabhängigen Veränderlichen ( $X_1$ — $X_8$ ), die in der Berechnung der vielfachen linearen Regression für den Toskanischen Archipel Verwendung fanden. Die Werte der drei abhängigen Veränderlichen ( $Y_1$ ) sind neben den Werten der vorausgesehenen ( $Y_2$ ) vermerkt. Das Zeichen — gibt an, dass keine Daten erhalten wurden.

zurzeit den Archipel bewohnen und von denen ein grosser Teil xerophil, einige geradezu nemorivag sind, kaum ein Überleben oder eine Wanderung gestattet.

Ich glaube deswegen, dass die Hypothese einer Besiedlung der Inseln mittels „Propagulen“ ziemlich gesichert ist.

Ich habe nun durch das Verfahren der mehrfachen linearen Regression zu ermitteln versucht, welches die Faktoren gewesen sein könnten, die die Besiedlung des toskanischen Archipels beeinflusst haben könnten. Die Berechnungen gelten für die drei besser bekannten Gruppen der Phanerogamen, Formiciden und Orthopteroideen. Die unabhängigen Veränderlichen, die in Betracht gezogen wurden, sind:

$X_1$  = Fläche der zu besiedelnden, resp. bewohnten Insel

$X_2$  = Höhe der zu besiedelnden, resp. bewohnten Insel

$X_3$  = Entfernung vom Kontinent

$X_4$  = Abstand von der zunächst gelegenen Insel

$X_5$  = Fläche der zunächst gelegenen Insel

$X_6$  = Abstand vom Zentrum des Archipels

$X_7$  = Mittlerer Abstand von den andern Inseln

$X_8$  = Abstand von der Insel Korsika

Die erhaltenen Ergebnisse werden in der Tabelle II mitgeteilt. Man bemerkt dabei den erhöhten Approximationsgrad, der in allen Fällen erreicht wurde. Die am wenigsten signifikanten Resultate wurden für die Orthopteroidea erhalten. Diese sind jedoch Tiere, die jahreszeitlich sehr beschränkt auftreten und deshalb schwierig zu fangen sind. Deshalb ist durchaus anzunehmen, dass künftige Forschungen unsere Kenntnisse dieser Gruppe bereichern werden.

Die Reihenfolge der verschiedenen unabhängigen Veränderlichen ist die folgende:

Für die Phanerogamen

$X_2 > X_1 > X_4 > X_8 > X_3 > X_6 > X_5 > X_7$  und  $F = 13.5098$  mit 8 und 9 Freiheitsgraden ( $p < .001$ )

Für die Orthopteroidea

$X_2 > X_1 > X_4 > X_3 > X_5 > X_6 > X_8 > X_7$  und  $F = 2.1790$  mit 8 und 4 Freiheitsgraden ( $p < .2$ )

Für die Formiciden

$X_2 > X_1 > X_4 > X_6 > X_7 > X_3 > X_8 > X_5$  und  $F = 13.1026$  mit 8 und 1 Freiheitsgraden ( $p < .001$ )

Wie man sieht, ist — wenigstens für die drei untersuchten Gruppen und den Toskanischen Archipel — die Reihenfolge der drei ersten Veränderlichen, Höhe, Fläche und Abstand von der nächsten Insel, klar gesichert.



Wenn man diese Daten mit den wenigen, bisher in der Literatur enthaltenen Ergebnissen vergleicht, sieht man, dass HAMILTON, BARTH und RUBINOFF (1964) und HAMILTON und RUBINOFF (1967) gefunden haben, dass die Fläche der zu besiedelnden Insel und die Anzahl der Pflanzenarten die Faktoren sind, die die Artenzahl der Darwinfinken in den Galapagos bestimmt (natürlich ist die zweite unabhängige zugleich mit der ersten korreliert und von ihr abhängig). Die Vögel sind jedoch kein gutes Objekt zur Untersuchung der passiven Verbreitung mittels Propagulen. Sie können sich nämlich, wie schon MACARTHUR und WILSON (1967) bemerken, in einheitlicher Weise über Inseln ausbreiten, die einander so nahe liegen, dass eine von der andern aus gesehen werden kann. Analoge Erwägungen lassen sich auch für die Fledermäuse (sehr flugtüchtig) der Küsteninseln Südamerikas (KOOPTMAN, 1958) und die Passerinae der ägäischen Inseln (WATSON, zitiert bei MACARTHUR und WILSON, 1967) anstellen.

Von grösserem Interesse indessen sind nach meiner Meinung die Ergebnisse, die HAMILTON, RUBINOFF, BARTH und BUSH (1963) erhalten haben. Sie fanden, dass die Faktoren, die die Flora der Galapagos bestimmen, die Höhe der besiedelten Insel, die Fläche der zunächst gelegenen Insel, der Abstand von der Mitte des Archipels sind. Nach THORNTON (1967) lassen sich aus dem Studium der Psocidenfauna der Hawaii-Inseln ähnliche Schlüsse ziehen, wenn man eine weitere Variable einführt: den mittleren Abstand von allen andern Inseln. Von entscheidender Wichtigkeit ist dabei immer der Grad der Isolierung der zu besiedelnden Insel, soweit die Propagulen vom Wind verbreitet werden.

Alle weiteren, oben genannten Ergebnisse wurden hingegen immer mehr oder weniger mit der ökologischen Verschiedenheit in Zusammenhang gebracht, die allen Autoren zufolge der Faktor ist, der die Struktur einer Inselfauna bestimmt. Wie schon BARONI URBANI (1968 c) betont hat, enthält diese Behauptung einen Widerspruch zum Konzept der Insel, wie es von allen Autoren angenommen wird. Mit andern Worten, wenn die ökologische Verschiedenheit das Vorhandensein von umweltlichen Refugien (die auch graduell ausgebildet sein können, wenn sie mit der Meereshöhe korreliert sind) in sich schliesst, fehlen alle Eigentümlichkeiten und Merkmale eines Wettbewerbs und somit einer Reduktion der Artenzahl, die ja die Inseln von den Kontinenten unterscheidet.

Ich habe nun versucht, die Faktoren zu studieren, die die pflanzliche Besiedlung eines Archipels beeinflussen, der von seiner Geschichte, Grösse und seinen klimatischen Bedingungen her völlig verschieden von den Toskanischen Inseln ist. Ich habe dazu die Flora von 37 britannischen Inseln gewählt, wie sie sich aus dem Atlas von PERRING und WALTERS (1962) entnehmen lässt. Die Ergebnisse für die sieben unabhängigen Variablen (es fehlt natürlich  $X_8$ , der Abstand von Korsika) werden in der Tabelle III dargestellt.



TABELLE 3

INSEL	Fläche	Höhe	Entfernung vom Kontinent	Abstand von der zunächst gelegenen Insel	Fläche der zunächst gelegenen Insel	Abstand vom Zentrum des Archipels	Mittlerer Abstand von der andern Inseln	ANZAHL VON ARTEN	
								Veränderlichen	Vorausgesehenen
	$X_1$ (ac)	$X_2$ (ft)	$X_3$ (km)	$X_4$ (km)	$X_5$ (ac)	$X_6$ (km)	$X_7$ (km)	$Y_1$	$Y_2$
Great Britain . .	53.811.465	4.406	32,25	0,25	173.630	44,4	69	1.643	1.665
Ireland . .	20.622.436	3.084	408	1,2	36.171	111	261	1.155	1.102
Skye . .	428.800	3.234	684	0,5	53.811.465	364,4	318	600	508
Lewis . .	404.413	2.622	672	12	75.513	458,8	358	527	452
Mull . .	261.536	3.185	708	1,75	53.811.465	288,6	311	552	559
Islay . .	255.455	1.609	732	0,75	93.794	234,9	311	600	557
Mainland .	231.776	1.574	336	2,63	52.136	675,2	544	435	391
Anglesey .	173.630	703	411	0,25	53.811.465	70,3	412	883	749
Man . .	141.263	2.034	513	29	53.811.465	37	365	782	783
Pomona . .	121.600	880	468	1,38	12.108	551,3	440	433	360
Arran . .	106.149	2.865	684	4,88	53.811.465	181,3	316	574	645
Wight . .	94.146	800	97,5	2,75	53.811.465	399,6	621	1.024	650
Jura . .	93.794	2.571	720	0,75	255.455	242,3	307	483	633
South Uist.	90.093	1.994	756	0,75	28.153	407	348	475	485
North Uist	75.513	918	744	2,5	28.153	445,8	332	432	291
Yell . .	52.136	672	336	0,75	29.874	747,4	604	193	262
Rhum . .	40.960	2.667	708	13,25	428.800	364,4	330	434	516
Achill . .	36.171	2.192	714	1,2	20.622.436	395,9	511	427	469
Hoy . .	33.920	1.140	504	3	121.600	536,5	507	354	389
Bute . .	29.998	911	696	0,63	53.811.465	207,2	317	460	458
Unst . .	29.874	703	312	0,75	52.136	780,7	623	270	250
Jersey . .	28.717	500	21,75	24	1.274	542	721	860	607
Benbecula .	28.153	409	756	0,75	90.093	436,6	365	392	261
Barra . .	22.208	1.260	780	6,5	90.093	401,4	341	397	338
Tyree . .	18.896	459	768	3	18.316	334,8	329	386	345
Cooll . .	18.316	337	732	3	18.896	336,7	331	453	353
Guernsey .	15.654	300	43,5	3,5	320	508,7	693	821	635
South Ronaldshay	15.064	389	480	5,5	121.600	534,6	436	207	322
Rousay . .	12.108	820	468	1,38	121.600	577,2	482	236	339
Colonsay .	11.076	469	744	9,75	255.455	271,9	319	488	407
Fetlar . .	9.906	522	312	2,63	52.136	765,9	623	191	246
Rathlin . .	3.398	453	678	4	20.622.436	205,3	338	318	485
Alderney .	1.920	300	15,5	28,75	320	490,2	672	583	626
Sark . .	1.274	375	34,5	5,75	320	518	700	513	635
Lundy . .	1.047	450	246	17,75	53.811.465	314,5	557	353	587
Caldy . .	449	182	282	1,13	53.811.465	266,4	521	406	608
Herm . .	320	328	39,75	3,5	15.654	514,3	638	415	621

TAB. III

Werte der unabhängigen Veränderlichen ( $X_1$ — $X_7$ ), die in der Berechnung der vielfachen linearen Regression für die Pflanzen von 37 britannischen Inseln Verwendung fanden. Die Werte der abhängigen Veränderlichen ( $Y_1$ ) sind neben den vorhergesagten ( $Y_2$ ) verzeichnet.

Die Reihenfolge der verschiedenen Unabhängigen ist

$$X_1 > X_2 > X_5 > X_4 > X_7 > X_3 > X_6 \quad F = 16.4766 \text{ mit } 7 \text{ und } 29 \text{ Freiheits-} \\ \text{graden } (p < .001).$$

Der britannische Archipel ist einer der wenigen Fälle, in denen die Fläche mehr als die Höhe die Artenzahl der Pflanzen beeinflusst. Demnach kommt hier die Gleichung von ARRHENIUS (1921), die für die kleinen Inseln aufgestellt wurde, noch eine grössere Bedeutung zu.

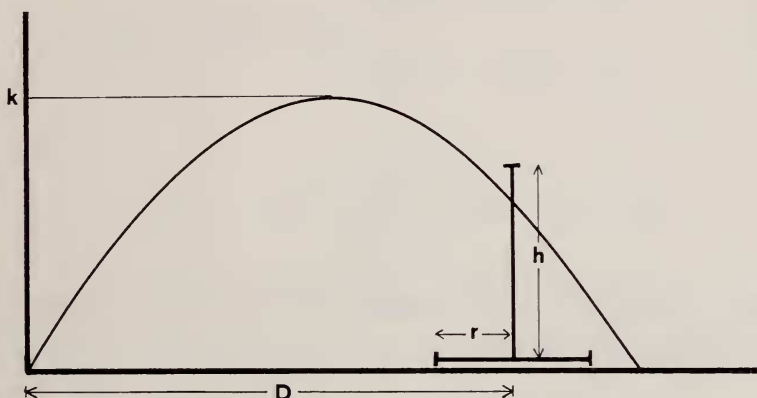


FIG. 20.

Schematische Darstellung der parabolischen Flugbahn einer Propagula, die von einer Insel Kraft ihrer Höhe aufgefangen wird.

Meiner Meinung nach gibt es dafür eine Erklärung, die wesentlich verschieden ist von denen, die bisher gegeben wurden. Wenn wir voraussetzen, dass in allen behandelten Gruppen, die Ausbreitung durch den Wind erfolgt, kann man grosso modo annehmen, dass die Flugbahn, längs der die Propagulen sich bewegen, durch eine Parabel approximiert werden kann (Fig. 20).

Die Gleichung dieser Parabel ist

$$y = -ax^2 + bx \quad \text{wobei gilt: } a, b > 0.$$

ihre Wurzeln sind  $x_1 = 0$  und  $x_2 = \frac{b}{a}$ .

Betrachten wir zuerst die Menge der Schnittpunkte der Parabel mit der Oberfläche der Insel. Dazu nehmen wir an, dass die Insel keine Höhe besitzt.

Damit eine Propagula auf die Insel fallen kann, muss erfüllt sein

$$D - r \leq \frac{b}{a} \leq D + r$$

$$a(D - r) \leq b \leq a(D + r)$$

Die Ordinate des Scheitelpunktes ist

$$nh = \frac{b^2}{4a} \Rightarrow a = \frac{b^2}{4nh}$$

Dies ergibt mit der obigen Ungleichung zusammen

$$b^2 \frac{D-r}{4nh} \leq b \leq b^2 \frac{D+r}{4nh}$$

Damit ergibt sich

$$b \frac{D-r}{4nh} \leq 1$$

$$b \leq \frac{4nh}{D-r}$$

[1]

und

$$b \frac{D+r}{4nh} \geq 1$$

$$b \geq \frac{4nh}{D+r}$$

[2]

Wenn man die Menge der Auftreffpunkte, die nur von der Höhe bestimmt werden, berechnet, muss gelten

$$h \geq -aD^2 + bD \Rightarrow a > \frac{bD-h}{D^2} = \frac{b}{D} - \frac{h}{D^2}$$

und

$$-aD^2 + bD > 0 \Rightarrow a < \frac{b}{D}$$

daher auch

$$\frac{b}{D} - \frac{h}{D^2} < a < \frac{b}{D}, \quad \text{Ordinate des Scheitelpunktes } a = \frac{b^2}{4K} \quad \boxed{K = nh}$$

Wenn man  $a$  ersetzt und umformt, erhält man folgende Ungleichungen

$$\boxed{\frac{b}{D} - \frac{h}{D^2} < \frac{b^2}{4K}} < \frac{b}{D}$$

$$\frac{1}{D} - \frac{h}{bD^2} < \boxed{\frac{b}{4K} < \frac{1}{D}}$$

$$\boxed{b < \frac{4K}{D}} = b < \frac{4nh}{D}$$

[3]

$$\boxed{\frac{b^2}{4K} - \frac{b}{D} + \frac{h}{D^2} > 0}$$

$$b^2 D^2 - 4 K D b + 4 K h > 0$$

Die Auflösungen dieser quadratischen Ungleichung sind

$$b = \frac{2 K D \pm \sqrt{4 K^2 D^2 - 4 K D^2 h}}{D^2}$$

$$b = \frac{2 K D \pm 2 D \sqrt{K (K - h)}}{D^2}$$

$$= \frac{2}{D} [K \pm \sqrt{K (K - h)}] \begin{cases} \frac{2}{D} [K + \sqrt{K (K - h)}] \\ \frac{2}{D} [K - \sqrt{K (K - h)}] \end{cases}$$

$$\boxed{K \geq h}$$

Daraus folgt

$$b < \frac{2}{D} [K - \sqrt{K (K - h)}] = \frac{2}{D} h [n - \sqrt{n (n - 1)}] \quad [4]$$

$$b > \frac{2}{D} [K + \sqrt{K (K - h)}] = \frac{2}{D} h [n + \sqrt{n (n - 1)}] \quad [5]$$

Wenn wir die Relationen [1], [2], [3], [4], [5] zusammenstellen, erhalten wir von [1], [2], [3]

$$\frac{4 n h}{D + r} < b < \frac{4 n h}{D}$$

Aus dem Vergleich von [4] und [3] ergibt sich

$$\frac{2 h}{D} [n - \sqrt{n (n - 1)}] \leq \frac{4 n h}{D}$$

$$n - \sqrt{n (n - 1)} \leq 2 n$$

$$- \sqrt{n (n - 1)} \leq n$$

$$\sqrt{n (n - 1)} \leq - n$$

Da die linke Seite der letzten Relation grösser als 0, die rechte hingegen kleiner als 0 ist, gilt in dieser Ungleichung das Zeichen  $>$ . Für die drittletzte Relation ist demnach entschieden

$$n - \sqrt{n (n - 1)} < 2 n$$

Aus dem Vergleich von [5] und [3] bekommen wir

$$n + \sqrt{n (n - 1)} \leq 2 n$$

$$\sqrt{n(n-1)} \leq n$$

$$(n^2 - n) \leq n^2$$

Es gilt das Zeichen  $<$ .

Also

$$n + \sqrt{n(n-1)} < 2n$$

[4] und [2] zusammen ergeben

$$\frac{2h}{D} [n - \sqrt{n(n-1)}] \leq \frac{4nh}{D+r}$$

$$n - \sqrt{n(n-1)} \leq \frac{2nD}{D+r}$$

$$-\sqrt{n(n-1)} \leq n \frac{D-r}{D+r}$$

Da  $D - r > 0$ , gilt hier das Ungleichheitszeichen  $<$ .

Aus der Gegenüberstellung von [5] und [2] erhält man

$$\frac{2h}{D} [n + \sqrt{n(n-1)}] \leq \frac{4nh}{D+r}$$

$$n + \sqrt{n(n-1)} \leq \frac{2nD}{D+r}$$

$$\sqrt{n(n-1)} \leq n \left( \frac{2D}{D+r} - 1 \right)$$

$$\sqrt{n(n-1)} \leq n \left( \frac{D-r}{D+r} \right)$$

$$n^2 - n \leq n^2 \left( \frac{D-r}{D+r} \right)^2$$

$$1 - \frac{1}{n} \leq \left( \frac{D-r}{D+r} \right)^2$$

$$\frac{1}{n} \leq 1 - \left( \frac{D-r}{D+r} \right)^2 = 1 - \frac{D^2 + r^2 - 2Dr}{D^2 + r^2 + 2Dr}$$

$$= \frac{D^2 + r^2 + 2Dr - D^2 - r^2 + 2Dr}{(D+r)^2} = \frac{(D+r)^2}{4Dr}$$

$$n \leq \frac{(D+r)^2}{4Dr}$$

Wenn  $n < \frac{(D+r)^2}{4Dr}$  gilt, dann gilt auch  $\frac{2h}{D} [n + \sqrt{n(n-1)}] < \frac{4nh}{D+r}$ .



Die vollständige Relation sieht so aus:

$$\frac{4nh}{D+r} < b < \frac{4nh}{D} \quad [6]$$

Wenn hingegen  $n > \frac{(D+r)^2}{4Dr}$  ist, dann gilt  $\frac{2h}{D} [n + \sqrt{n(n-1)}] > \frac{4nh}{D+r}$ .

Die vollständige Relation:

$$\frac{2h}{D} [n + \sqrt{n(n-1)}] < b < \frac{4nh}{D} \quad [7]$$

Aus all diesem ergibt sich, dass die Höhe der Parabel, über die wir jedoch keine experimentellen Daten besitzen, den Faktor darstellt, der die Werte von  $b$  bestimmt, wie es oben als Hypothese formuliert worden ist. Auf jeden Fall erscheint in der Formel [6] die Höhe der zu besiedelnden Insel im vierfachen Verhältnis zum Abstand vom Festland und vom Radius und in [7] liegen die Werte von  $b$  zwischen einem zwei- und einem vierfachen Verhältnis von  $n$ . Im Toskanischen Archipel gilt — wenigstens für die grösseren Inseln — die Relation  $1,2 \leq [(D+r)^2/Dr] \leq 4$  und es erscheint deshalb unwahrscheinlich, dass im Fall von Relation [6] eine derart grosse Anzahl von Propagulen in eine Höhe verfrachtet wird, die grösser als 4 km ist. Wenn wir die tiefen Werte von  $h$  und die erhöhten Werte von  $D$  betrachten, erscheint es notwendig, für die kleinern Klippen eine Besiedlung von den nächsten Inseln statt vom Festland aus zu fordern, damit das Modell gültig bleibt.

Mit andern Worten, die Schrankenwirkung der Inseln gegenüber Propagulen, wie sie aus den Gleichungen von WILSON und HUNT (1967) und MACARTHUR und WILSON (1967, s. 127) hervorgeht, hat nur für schwimmende Propagulen Gültigkeit. Wenn wir im Gegensatz dazu annehmen, dass die Propagulen durch den Wind verbreitet werden und sie sich auf einer parabolischen Flugbahn bewegen, so ergibt sich, dass die Inseln bloss die Wirkung eines Filters haben. Diese Wirkung steht proportional zur Höhe der Insel. Die Fläche der Insel wird nur bei sehr grossen Inseln bestimmend, wie wir es im Fall der pflanzlichen Besiedlung der britischen Inseln gesehen haben.

Schauen wir uns nun die Ameisenfauna des Toskanischen Archipels etwas genauer an: Es fällt auf, dass 2 von den 48 von den Inseln bekannten Taxa (*Aphaenogaster spinosa* Em. und *Leptothorax exilis* Em.) fast auf allen Inseln gemein sind und eine abweichende Morphologie zeigen, die zu einer subspezifischen Trennung verleiten könnte. Diese beiden Taxa werden auf dem ganzen gegenüberliegenden italienischen Litoral und auf Korsika durch andere, morphologisch sehr nahe stehende Taxa vertreten. Die einfachste Erklärung ist, dass die betreffenden Arten durch Propagulen, die eine Mutation enthielten, eine einzige Insel besiedelt haben oder dass eine schon vorhandene Population mutiert und sich dann stabilisiert hat. Von dieser Insel aus aber haben sich die beiden Arten

wiederum durch Propagulen über die andern Inseln ausgebreitet. Es ist besonders bedeutsam, dass diese durch eine besondere Morphologie ausgezeichneten Populationen auf dem Monte Argentario sehr häufig sind. Er kann als eine „fossile Insel“ betrachtet werden (Fig. 1), da seine Verbindung mit dem Festland erst in jüngster Zeit zustandekam. Auf dem toskanischen Litoral hingegen, das dem Monte Argentario gegenüberliegt, finden sich immer kontinentale Populationen, deren Morphologie verschieden und konstant ist. Die Möglichkeiten eines Austausches zwischen den kontinentalen und den insulären Populationen des Monte Argentario sind heute beinahe unbegrenzt. Die Festlandsbrücke muss erst dann zustandegekommen sein, nachdem sich die Inselpopulationen differenziert und stabilisiert hatten. Deswegen hat es der gegenseitige Austausch von Propagulen nie zugelassen, dass sich kontinentale Populationen auf der Insel festsetzen (und vice versa).

Die Existenz und Bedeutung solcher „stepping stone“ — Inseln, die eine Besiedlung durch Organismen begünstigen oder gar erst ermöglichen können, haben schon WILSON und HUNT (1967) und MACARTHUR und WILSON (1967) hervorgehoben. Allerdings darf ihre Rolle, auch wenn in einigen Fällen (wie bei den Ameisen der Toskanischen Inseln) ihre Funktion anscheinend stets bestimmd gewesen ist, doch nicht überschätzt werden. Betrachten wir z.B. die Besiedlung der Insel Samoa, die den zitierten Autoren zufolge eher von Futuna und Wallis als von den Fidschi-Inseln aus erfolgte:

Wenn die Propagulen gemäss der Normalverteilung ausgestreut worden sind, können wir keinen Schluss ziehen über die Art und Weise der Besiedlung, da wir keine Angaben über das  $\sigma$  erhalten können, auch wenn wir einen bestimmten Durchschnitt annehmen. Um das Wahrscheinlichkeitsintegral vereinfachen zu können und das  $\sigma$  verschwinden zu lassen, wie es die Autoren getan haben, ist nötig, dass das  $\sigma$  ausserordentlich klein im Verhältnis zum Durchschnitt wird, was aber in einem Gegensatz zu den Ausgangshypothesen steht. Wenn hingegen die Propagulen gemäss einer negativen Exponentialfunktion verteilt sind, kann man sehen

Durchschnitt = Standardabweichung =  $\lambda$

Wenn wir die grösste Distanz ( $\bar{x}$ ), die eine Propagule bei einem bestimmten Wahrscheinlichkeitsgrad ( $\alpha$ ) erreichen kann, zu ermitteln suchen, können wir schreiben

$$\int_0^{\bar{x}} \frac{1}{\lambda} e^{-\frac{x}{\lambda}} d\lambda = \alpha \quad \text{dabei gibt} \quad -e^{-\frac{x}{\lambda}} \Big|_0^{\bar{x}} = \alpha$$

$$-e^{-\frac{\bar{x}}{\lambda}} + 1 = \alpha \quad e^{-\frac{\bar{x}}{\lambda}} = 1 - \alpha$$

$$\log_e(1 - \alpha) = -\frac{\bar{x}}{\lambda} \quad \text{daraus folgt}$$

$$\bar{x} = -\lambda \log_e(1 - \alpha)$$

Worten ausgedrückt: Wenn wir erfahren wollen, welche grösste Distanz die Propagulen erreichen können, die gemäss einer negativen Exponentialfunktion verteilt sind, deren Durchschnitt gleich 100 Meilen bei einer Signifikanz von 0,01 ist, erhält man

$$\bar{x} = -100 \log_e 0.01 = 460.518 \text{ Meilen.}$$

Eine noch konkretere Annäherung hat ein einfaches Programm GPSS III ermöglicht. Es hat mir erlaubt, 20 000 Propagulen mit negativer Exponentialverteilung und dem Durchschnitt 100 Meilen zu erzeugen. Die Resultate findet man in der Fig. 21 graphisch dargestellt. Das Modell, das uns erlaubt, die Ankunftswahrscheinlichkeit einer Propagula gemäss dem Verhältnis zwischen der Zahl der von einer benachbarten „stepping stone“-Insel entlassenen Propagulen und der Zahl der von einem anderen grösser und weiter entfernten Ausgangsort entlassenen Propagulen zu berechnen, erreicht einen umso höheren Grad von Fitness, je geringer die Fähigkeit der Propagulen, sich zu verschieben, ist. Im oben erwähnten Fall mit einem mittleren Verbreitungsweg von 100 Meilen (der der einzige numerisch annehmbare Wert ist und der noch Futuna und Wallis eine dominante Rolle bei der Besiedlung zubilligt) sieht man, dass bloss 0,97% aller Propagulen fähig sind, die Distanz Futuna-Samoa zurückzulegen. Für den Abstand Wallis-Samoa sind es gar nur 0,26%. Überdies müssen die berechneten absoluten Zahlen durch eine Zahl geteilt werden, die sehr nahe bei 360 liegt, um die Zahl der Propagulen zu erhalten, die auch die rechte Richtung einschlagen. Dies heisst, dass von 30 000 Propagulen, die von Futuna aus ausgesandt werden, weniger als eine Samoa erreicht. Wenn man bedenkt (siehe oben), wie gross die Zahl der Propagulen sein müsste, damit eine Art in Samoa Fuss fasst, kann man annehmen, dass ein Beobachter die Propagulen sehen und ihre Frequenz abschätzen könnte, da ja viele Propagulen notwendigerweise makroskopische Dimensionen aufweisen. Dies bestärkt meiner Meinung nach die Hypothese, dass die Verbreitung der allermeisten Propagulen durch den Wind erfolgt, dass es damit möglich ist, dass sie von relativ entfernten Gegenden her kommen und dass wiederum damit die Zahl der emittierten Propagulen viel grösser sein muss.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Auf den Inseln des Toskanischen Archipels finden sich 48 Arten von Ameisen, von denen fast alle eine mehr oder weniger grosse Verbreitung im Mittelmeergebiet aufweisen. Zwei Arten (*Aphaenogaster spinosa* Em. und *Leptothorax exilis* Em.) haben hier eine schwach ausgeprägte Rasse ausgebildet, der jedoch kein Name verliehen wird. Die Ergebnisse, die aus dem Studium der Ameisen gewonnen wurden, werden mit den Angaben über die Phanerogamen und Orthopteroiden des Gebiets verglichen. Es ist in allen drei Gruppen beinahe unmöglich,

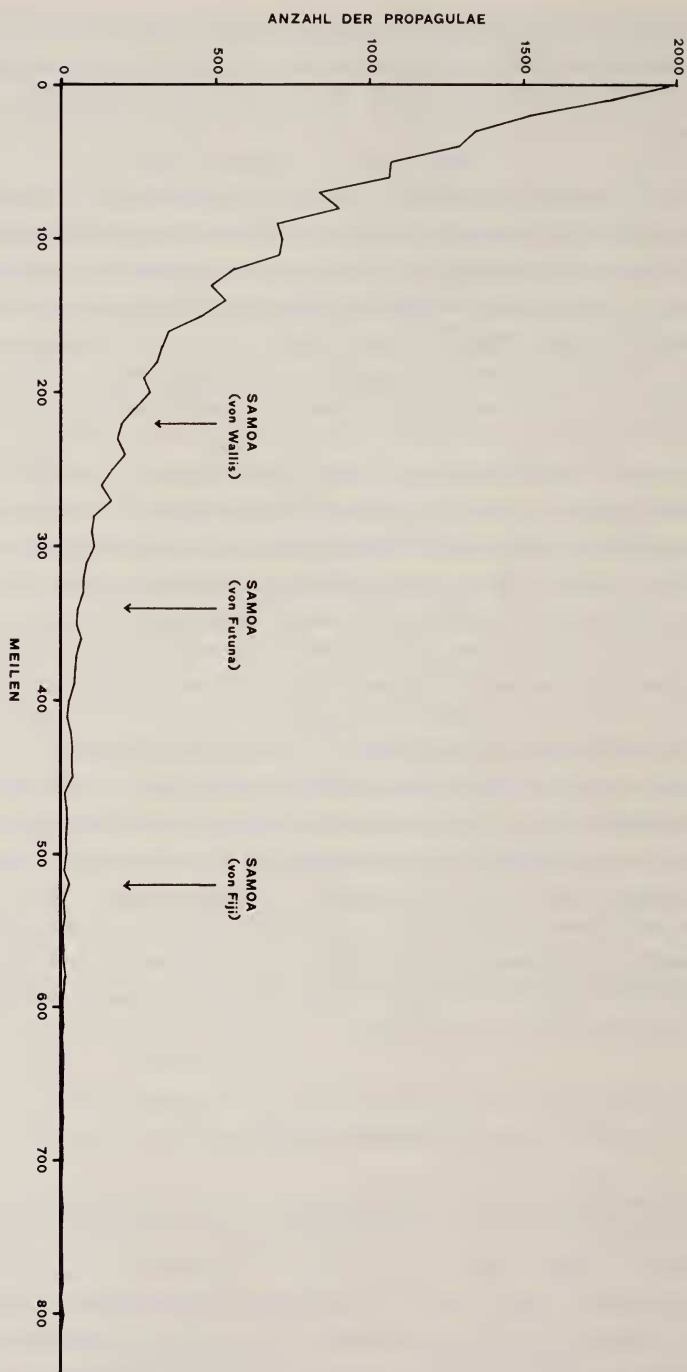


FIG. 21.

Graphische Darstellung der Distanzen, die von 20 000 Propagulen zurückgelegt wurden. Diese wurden gemäß einer negativ exponentiellen Verteilung von einem Rechner IBM 7090 erzeugt. Die Pfeile geben den Abstand von der jeweiligen Ausgangsinsel nach Samoa an.

ie heutige Besiedlung der Toskanischen Inseln durch die wechselnde Konfiguration der Erdoberfläche in der Vergangenheit zu erklären. Unter der Annahme der Hypothese, dass die Inseln durch Propagulen besiedelt worden sind, hat ein Modell einer vielfachen linearen Regression einen erhöhten Grad von Fitness ergeben und uns erlaubt, einige allgemeine Schlüsse zu ziehen über die Herkunft von Inselpopulationen. Es wird weiterhin die Hypothese aufgestellt, dass der grössere Teil der Propagulen durch den Wind transportiert wird, und dass diese sich auf einer Flugbahn bewegen, die sich durch eine Parabel approximieren lässt. Die kleinen Inseln haben folglich die Wirkung eines Filters, die proportional zur Höhe der Inseln und zur Menge der Propagulen steht. Von einer gewissen Grösse einer Insel an, ist ihre Fläche von grösserer Bedeutung für das Einfangen von Propagulen. Diese Hypothesen finden in den untersuchten und von Fall zu Fall diskutierten Beispielen eine Bestätigung.

#### RIASSUNTO

La fauna mirmecologica dell'Arcipelago Toscano risulta costituita da 48 specie, quasi tutte a più o meno vasta distribuzione mediterranea. Due di esse (*Aphaenogaster spinosa* Em. e *Leptothorax exilis* Em.) sembrano avere differenziata una debole razza, cui però non viene dato un nome, nelle isole dell'Arcipelago. I dati risultanti dallo studio delle formiche vengono comparati con quelli degli altri due gruppi meglio conosciuti: le Fanerogame e gli Ortoterioidei. Per tutti e tre questi gruppi una spiegazione del popolamento dell'Arcipelago mediante vicissitudini paleogeografiche è praticamente impossibile. Al contrario, un modello di regressione lineare multipla, basato sull'ipotesi che le isole siano state popolate mediante propagule, ha dato un elevato grado di fitness ed ha permesso di spiegare anche alcune modalità del popolamento insulare in genere. Si avanza l'ipotesi, tra l'altro, che la maggior parte delle propagule sia di natura aerea e che si muova secondo una traiettoria approssimabile con una parabola. In conseguenza di ciò, le piccole isole avrebbero un effetto-filtro, proporzionale alle loro altezze, sul flusso delle propagule, mentre, oltre una certa soglia, la maggiore incidenza delle propagule sarebbe dovuta al crescere dell'area. Queste ipotesi trovano conferma nella sistematica esaminata e discussa di volta in volta.

#### SUMMARY

The ant fauna of the Tuscanian Archipelago consists of 48 species, mostly with a more or less broad Mediterranean distribution. Two of these species (*Aphaenogaster spinosa* Emery and *Leptothorax exilis* Emery) seem to have



differentiated a small geographical race each, which are common to all the islands of the archipelago. But the author, after a study of the whole geographical variation of these species, prefers not to propose new names for them. The results of the study of the ant population are compared with the populations of the best known groups from the same area: Plants and Orthopteroidea. For all these three groups an explanation of the origin of population by means of palaeogeographical data is almost impossible. On the other hand, a multiple linear regression, based on the hypothesis that islands have been invaded by propagulae in a relatively recent period, has given a good degree of fitness. The results suggest that one or a few islands have been invaded by propagulae from the Italian peninsula and that these islands serve as stepping stones for the definitive population of the whole archipelago. Some additional conclusions on theoretical islands biogeography have been reached. In particular, the author suggests that most of the propagulae should be aerial, and that they fly passively on a trajectory which might approximate a parabola. If this is so, small islands will have a filter-effect on propagular flow proportional to their altitude, but, after a given threshold, the greater incidence of propagulae is determined by the area. These hypotheses are confirmed by the cases examined and discussed in the text.

#### LITERATUR

- 1969. *Carta geologica d'Italia*. Foglio 126 (Isola d'Elba).
- ARRHENIUS, O. 1921. *Species and area*. J. Ecol. 9: 95-99.
- BACCETTI, B. 1954. *Contributo alla conoscenza dell'Ortotterofauna della Toscana continentale*. Redia 39: 75-155.
- 1968. *Notulae orthopterologicae. XXV. Ortotteroidei delle isole Pianosa a Montecristo*. Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem., Ser. B, 75: 79-94.
- BARONI URBANI, C. 1966. *Ulteriori osservazioni ed esperienze sulla monoginia dei Formicidi: saggio di un'analisi del comportamento in Leptothorax exilis* Entomol. Insectes soc. 13: 173-184.
- 1967. *Le distribuzioni geografiche discontinue dei Formicidi mirmecobiotici*. Arch. bot. biogeogr. ital. 43: 355-365.
- 1968a. *Studi sulla mirmecofauna d'Italia. VI. Il popolamento mirmecologico delle isole Maltesi*. Arch. bot. biogeogr. ital. 44: 224-241.
- 1968b. *Studi sulla mirmecofauna d'Italia. VII. L'isola di Montecristo*. Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem., Ser. B, 75: 95-107.
- 1968c. *Studi sulla mirmecofauna d'Italia. VIII. L'isola di Giannutri ed alcuni scogli minori dell'Arcipelago Toscano*. Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem. Ser. B, 75: 325-338, 1 tab.
- 1970. *Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia (Studi sulla mirmecofauna d'Italia. IX)*. Mem. Soc. ent. ital. (in Druck).
- BERNARD, F. 1968. *Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. 3. Les fourmis (Hyménoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale*. Paris, 411 p.



- EBALLOS, G. 1956. *Catalogo de los Himenopteros de España*. Madrid, 554 p., 1 tab.
- OLLINGWOOD, C. A. & I. H. H. YARROW. 1969. *A survey of Iberian Formicidae*. Eos. 44: 53-101.
- MERY, C. 1915. *Contributo alla conoscenza delle formiche delle isole italiane. Descrizioni di forme mediterranee nuove o critiche*. Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 46: 244-270, 1 Tab.
- INZI, B. 1924. *Formiche dell'isola d'Elba e Monte Argentario*. Boll. Soc. ent. ital. 56: 12-15.
- 1930. *Die Ameisen der Jonischen Inseln*. Sber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. I, 5: 309-319.
- 1932. *Raccolte entomologiche nell'isola di Capraia fatte da C. Mancini e F. Capra (1927-1931)*. Mem. Soc. ent. ital. 9: 162-165.
- AMILTON, T. H., R. H. BARTH JR. & J. RUBINOFF. 1964. *The environmental control of insular variation in bird species abundance*. Proc. nat. Acad. Sci. U.S. 52: 132-140.
- AMILTON, T. H. & I. RUBINOFF. 1967. *On predicting insular variation in endemism or sympatry for the Darwin finches in the Galapagos Archipelago*. Am. Nat. 101: 161-171.
- , I. RUBINOFF, R. H. BARTH JR. & G. BUSH. 1963. *Species abundance: natural regulation of insular variation*. Science 142: 1575-1577.
- AMILTON, W. D. 1964. *The genetical evolution of social behaviour*. J. theor. Biol. 7: 1-52.
- ANNEL, R. 1942. *La genèse des faunes terrestres. Eléments de biogéographie*. Paris, 514 p., 8 tab.
- POPMAN, K. F. 1958. *Land bridges and ecology in bat distribution on islands off the northern coast of South America*. Evolution 12: 429-439.
- GAZZERONI, G. 1969. *Ricerche sugli Pseudoscorpioni. V. L'isola di Giannutri*. Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem., Ser. B, 76.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1963. *An equilibrium theory of insular zoogeography*. Evolution 17: 373-387.
- 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton (N.J.). 203 p.
- MÜLLER, G. 1923. *Le formiche della Venezia Giulia e della Dalmazia*. Boll. Soc. adriat. Sci. nat. 28: 11-180.
- DE LUCA, A. 1953. *Appunti geologici per la paleogeografia delle Puglie*. Mem. Biogeogr. adriat. 2: 175-286, 11 tab.
- ERRING, F. H. & S. M. WALTERS. 1962. *Atlas of the British flora*. London.
- UGGIERI, G. 1967. *The Miocene and later evolution of the Mediterranean Sea*. Syst. Assoc. Publ. No. 7. *Aspects of Tethyan Biogeography*: 283-290.
- DEMMIER, S. 1903. *La flora dell'Arcipelago Toscano*. N. Giorn. Bot. ital. 9: 319-354; 10: 133-200.
- HORNTON, W. B. 1967. *The measurement of isolation on archipelagos and its relation to insular faunal size and endemism*. Evolution 21: 842-849.
- WILSON, E. O. & G. L. HUNT JR. 1967. *Ant fauna of Futuna and Wallis, stepping stones to Polynesia*. Pacif. Insects 9: 563-584.
- IMMERMANN, S. 1934. *Beitrag zur Kenntnis der Ameisenfauna Süddalmatiens*. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 84, 1-65.

Dr. Cesare BARONI-URBANI  
Naturhistorisches Museum  
Augustinergasse 2  
4051 BASEL (Schweiz).